BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

29

N° 175 JUILLET - AOUT 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 175, juillet-août 1973, Sciences de la Terre 29

Survivance de la « ligne épibranchiale », en particulier du « canal dorso-latéral-antérieur » (« ligne profonde ») chez les Vertébrés inférieurs

par Cécile Poplin *

Résumé. — La présente étude traite essentiellement d'un canal sensoriel longitudinal du toit crânien qui devait, chez les premiers Gnathostomes, traverser les os supraorbitaux latéralement par rapport au canal supraorbitaire. Ce « canal dorso-latéral-antérieur » a dû régresser très tôt, mais ses restes, plus ou moins développés, se retrouvent chez certains Acanthodiens et au cours de l'histoire des Actinoptérygiens. Les processus de cette disparition progressive sont discutés. Une mise au point est faite en ce qui concerne les positions relatives des canaux sensoriels et des narines à l'avant du museau.

Abstract. — The present study deals essentially with a longitudinal sensory canal of the cranial roof which should, in the first Gnathostomes, run through the supraorbital bones laterally with regard to the supraorbital canal. This " dorso-lateral-anterior canal " must have regressed very early, but its remains, more or less developped, are found within some Acanthodians and during the history of the Actinopterygian fishes. The processes of this progressive disappearance are discussed, also the relative positions of the sensory canals and the nostrils on the snout.

Zusammenfassung. — Die vorliegende Arbeit behandelt vorwiegend einen longitudinalen Sinneskanal des Schadeldaches, welcher bei den ersten Gnathostomen lateral des Supraorbitalkanals durch den Supraorbitalknochen verlaufen dürfte. Dieser sogenannte « antero-dorso-laterale Kanal » war wahrscheinlich sehr früh regressiv, aber seine mehr oder weniger gut erhaltenen Reste sind bei einigen Acanthodien sowie während der Phylogenie bei Actinopterygien vorhanden. Die Geschehnisse dieser regressiven Entwicklung werden besprochen. Ausserdem erfolgt eine Behandlung der relativen Plazierung von den Sinneskanalen und den äusseren Nasenöffnungen in der Schnauzenregion.

En 1941, Säve-Söderbergh supposait que les différentes dispositions du système latéral chez les Poissons sont toutes dérivées d'un schéma primitif comprenant trois ou quatre paires de lignes longitudinales reliées entre elles par des commissures transversales métamériques. Ces idées reprennent l'hypothèse d'Allis qui écrivait, dès 1934, dans l'une de ses nombreuses études sur les canaux sensoriels chez les Poissons : « ... it seems quite certain that there were primarily in vertebrates three longitudinal latero-sensory lines on each side of the head and that they were crossed by more or less complete intersegmental lines ». Selon cet auteur il y aurait eu, ainsi, un stade primitif comportant une « ligne dorso-latérale », une « ligne épibranchiale » et une « ligne ventrale », toutes trois longitudinales (fig. 1). Le canal infraorbitaire aurait donc une origine composite, sa partie horizontale post-

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

orbitaire serait en fait la partie postérieure de la « ligne épibranchiale », sa partie verticale postorbitaire serait la moitié dorsale de la ligne intersegmentaire située en avant de l'arc mandibulaire (la moitié ventrale ayant disparu). Cette ligne intersegmentaire aurait donné une branche antérieure horizontale formant les parties suborbitaire et antéorbitaire du canal infraorbitaire. Quant à la partie antérieure de la « ligne épibranchiale », elle aurait donc disparu très vite après le stade primitif évoqué plus haut.

Il semble que l'on puisse vérifier cette hypothèse d'Allis dans un grand nombre de groupes de Vertébrés inférieurs, du moins en ce qui concerne la « ligne épibranchiale ». Sa partie antérieure, située en avant de la branche verticale du canal infraorbitaire, correspond à la « ligne profonde » signalée par un grand nombre d'auteurs (entre autres : Holmgren, 1942 ; Stensiö, 1945, 1947 ; Jarvik, 1947) chez certains Ostracodermes, Placodermes, Actinoptérygiens et Crossoptérygiens. Celle-ci forme un long canal qui joint la commissure ethmoïdienne au canal infraorbitaire en arrière de l'orbite chez certains Acanthodiens. Elle se réduit plus ou moins complètement chez les Gnathostomes plus évolués, laissant dans de nombreux cas des vestiges antérieurs et postérieurs.

Même si la réalité de l'existence de la « ligne épibranchiale » d'Allis se trouvait prouvée à la fin de cet article, il me paraît inutile de bouleverser la nomenclature habituellement employée. Aussi faut-il laisser le nom de « canal infraorbitaire » à toutes les parties qui le composent classiquement, fussent-elles d'origines différentes. Reste à désigner la moitié antérieure de ce « canal épibranchial ». Le nom de « ligne profonde » donné par les auteurs au canal sensoriel placé en cet endroit suggère qu'il est innervé par le nerf profond. Mais

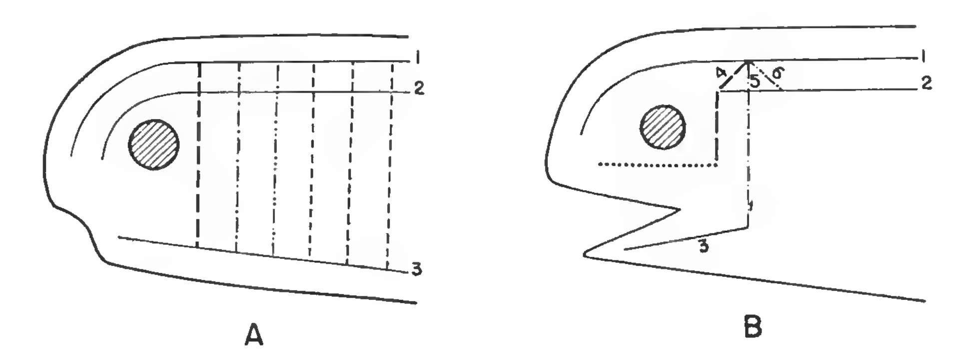


Fig. 1. — Schémas illustrant en partie l'hypothèse d'Allis (1934) sur les canaux sensoriels de la tête chez les Vertébrés. A, stade primitif hypothétique ; B, stade gnathostome.

1. ligne dorso-latérale ; 2, ligne épibranchiale ; 3, ligne ventrale ; 4, pit-line antérieure du toit crânien ; 5, pit-line moyenne du toit crânien ; 6, pit-line postérieure du toit crânien ; — — — —, ligne intersegmentaire mandibulo-prémandibulaire ; — . — . — . , ligne intersegmentaire hyomandibulaire ; — . . . — . . . —, ligne intersegmentaire correspondant au 1er arc branchial ; - - - - - - -, lignes intersegmentaires correspondant aux autres arcs branchiaux ; . . . ., branche horizontale issue de la ligne intersegmentaire mandibulo-prémandibulaire.

pour des raisons évidentes il est toujours hasardeux de préciser chez les fossiles (sauf peut-être les Osteostraci et les Arthrodires) la nature exacte de l'innervation des canaux sensoriels. D'autre part, le terme « épibranchial » est mal choisi pour désigner un canal situé au-dessus

et en avant de l'orbite. Il est donc plus prudent de désigner cette ligne sensorielle par la place qu'elle occupe sur le toit crânien ; je propose : « canal dorso-latéral-antérieur » (à ne pas confondre avec la « ligne dorso-latérale » de l'hypothèse d'Allis qui s'applique au canal supraorbitaire). Ce nom, un peu long peut-être, a le mérite d'éviter toute confusion avec le canal supraorbitaire et la partie otique du canal infraorbitaire. (J'appelle « partie otique » la portion de ce canal qui, après le coude postorbitaire, traverse la région du dermosphénotique et du dermoptérotique jusqu'à la commissure supratemporale.)

Dans les pages qui suivent, je commencerai par évoquer l'histoire du canal dorso-latéral-antérieur à travers les principaux groupes de Vertébrés inférieurs [1], avant de chercher une explication à sa disparition plus ou moins complète. J'énoncerai ensuite les principaux arguments qui peuvent prouver l'appartenance de la partie otique du canal infraorbitaire à la ligne épibranchiale d'Allis.

I. CANAL DORSO-LATÉRAL-ANTÉRIEUR
(= « ligne profonde » ; = partie antérieure de la « ligne épibranchiale » d'Allis)

Ostracodermes [2]

1. Osteostraci

Säve-Söderbergh (1941) estime que le sillon bordant l'orbite, décrit par Stensiö (1932, *ifc*, *ifc*$_1$) chez certains Céphalaspides et Trémataspides, ainsi que la ligne correspondante chez *Petromyzon* (Stensiö, 1926, text-fig. 7, *sc*) ne peuvent correspondre au canal supraorbitaire des Gnathostomes ; ce seraient plutôt des prolongements antérieurs de la ligne longitudinale latérale ou ventrale qui serait innervée en cette région par des fibres accompagnant le nerf profond. A son tour, Holmgren (1942) signale sur un exemplaire de *Petromyzon* trois organes rudimentaires au-dessus de l'œil dont il n'a pu déterminer l'innervation et dont il pense qu'ils peuvent correspondre à la « placode profonde » des embryons de Requins.

2. Heterostraci

Dans le même ouvrage, Holmgren décrit chez plusieurs Heterostraci un court canal qui longe l'orbite latéralement par rapport au canal supraorbitaire, comme un « profundus canal » ou « trigeminal canal » semblable à celui des Acanthodiens (cf. ci-dessous) et à ce qui est décrit dans l'embryologie de *Squalus* comme un élément rudimentaire. Cette interprétation est cependant mise en doute par Stensiö (1969).

1. Cette partie de mon travail est essentiellement le résultat de la compilation d'articles et d'ouvrages. Cela suppose qu'au départ je devais faire confiance aux auteurs en ce qui concerne la description et l'interprétation des spécimens. Il n'en reste pas moins que quelques cas pourront, à juste titre, paraître litigieux étant donné la confusion possible entre un fragment de canal sensoriel et un simple canalicule.

2. Je ne rappellerai ici que pour mémoire les observations faites chez les Ostracodermes et les Placodermes. On sait en effet combien il serait hasardeux de chercher des homologies entre ces groupes et les autres Vertébrés.

Placodermes

1. Arthrodires

Stensiö (1945, fig. 8) décrit chez *Kujdanoviaspis* une « ligne profonde » située sur la plaque préorbitaire, innervée par un rameau du nerf ophtalmique latéral (et non du nerf profond).

Denison (1958) a fait la même observation chez deux autres Dolichothoraci : *Bryantolepis* et *Simblaspis*.

2. Antiarches

Bothriolepis porte une ligne supraorbitaire rudimentaire pouvant être interprétée comme « ligne profonde » (Holmgren, 1942 : 18).

Acanthodiens

Chez tous les groupes de Vertébrés inférieurs cités précédemment, l'identification d'une « ligne profonde » est rendue fort délicate par le manque de documents, et leurs morphologies difficilement comparables entre elles et avec celles des autres groupes de Vertébrés. En revanche, nous abordons avec les Acanthodiens un groupe primitif facilement comparable aux Actinoptérygiens, Crossoptérygiens etc., et les homologies avec ces groupes plus récents sont plus faciles. C'est parmi eux que nous trouvons pour la première fois un « canal dorso-latéral-antérieur » correspondant à la définition donnée au début de cet article.

Watson (1937) a figuré chez *Ischnacanthus* (Dévonien inférieur d'Écosse), *Diplacanthus* (Dévonien moyen d'Écosse) et *Acanthodes* (Permien de Lebach) un fragment de canal prolongeant au-dessus de l'orbite la partie otique du canal infraorbitaire. Stensiö (1947) l'interprète comme une « ligne profonde » (= « canal dorso-latéral-antérieur »). Ce même canal s'étend fort loin vers l'avant chez *Protogonacanthus* et *Homalacanthus* (fig. 2 A), Acanthodiens de Bergish-Gladbach dans le Dévonien rhénan (Miles, 1966). Récemment, Heyler (1969*a*, *b*) a montré que, chez les Acanthodiens de l'Autunien de Bourbon-l'Archambault (France), le canal dorso-latéral-antérieur se prolonge probablement jusqu'à la commissure ethmoïdienne, doublant ainsi le cana supraorbitaire sur toute sa longueur.

Actinoptérygiens

1. Palaéonisciformes

Un certain nombre d'Actinoptérygiens primitifs présentent, sur le toit crânien, en arrière ou en avant de l'orbite, des lignes sensorielles distinctes du canal supraorbitaire et qui sont probablement des fragments du canal dorso-latéral-antérieur tel que nous l'avons vu chez les Acanthodiens de Bourbon-l'Archambault.

— *Palaeoniscidae* [1]

Chez un spécimen de *Cheirolepis trailli*, provenant du Dévonien moyen d'Écosse, Watson (1925, fig. 1) a figuré sur le dermosphénotique (= intertemporal de Watson) un fragment de canal qui fait suite vers l'avant à la partie otique du canal infraorbitaire. Holmgren (1942) assimile cette portion de canal à la « profondus line » des Acanthodiens. Mais Gardiner (1963) n'a pas observé ce canal et ne le figure pas dans ses reconstitutions de cette espèce ni dans celles de *C. canadensis* du Dévonien supérieur du Canada. La présence du canal dorso-latéral-antérieur en arrière de l'orbite paraît donc incertaine chez *Cheirolepis*.

La région du museau est encore plus difficilement interprétable. Watson décrit sur l'antéorbitaire (= « lacrymal ») deux canaux courts dont l'un est la portion antérieure du canal infraorbitaire, et dont l'autre se dirige dorsalement ; mais la place des deux narines (en particulier de la postérieure) n'est pas nettement indiquée. Sur la reconstitution d'un autre spécimen, provenant également du Dévonien moyen d'Écosse (Gardiner, 1963), c'est un rostro-prémaxillo-antéorbitaire qui porte l'extrémité antérieure du canal sous-orbitaire. Ce dernier se prolonge à l'avant par la commissure ethmoïdienne ; il est anastomosé au canal supraorbitaire qui traverse le nasal en avant de la narine postérieure, laquelle forme une encoche sur le bord antérieur de l'orbite. La reconstitution des canaux sensoriels d'un autre échantillon de *Cheirolepis*, faite par Lemaire (*in* Lehman, 1966), est très hypothétique dans cette région. Dans ces conditions il serait hasardeux d'interpréter, dans la reconstitution de Watson citée plus haut, la portion de ligne sensorielle qui traverse vers le haut l'antéorbitaire comme un fragment antérieur du canal dorso-latéral-antérieur.

Jessen (1968) décrit chez *Moythomasia nitida* (Dévonien moyen rhénan) un certain nombre de pores de tailles variées s'ouvrant à la surface du dermosphénotique, du supraorbi-

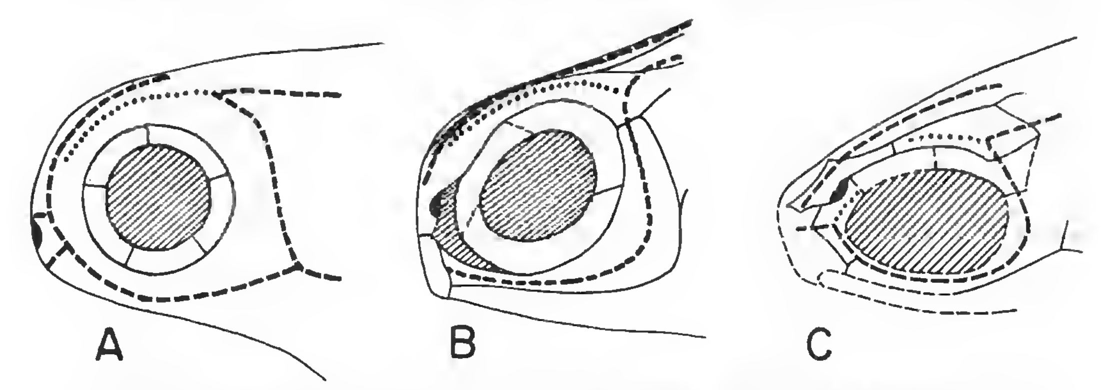


Fig. 2. — A, *Homalacanthus concinnus* (simplifié d'après Miles, 1966) ; B, *Moythomasi nitida* (simplifié d'après Jessen, 1966) ; C, *Cocconiscus wildi* (simplifié d'après Poplin, 1974).
Traits interrompus : canaux supraorbitaire et infraorbitaire, commissure ethmoïdienne. Pointillés : portions de canaux interprétés dans le présent travail comme des restes du canal dorso-latéral-antérieur. Narines figurées en noir.

1. Le terme de Palaeoniscidae est utilisé ici selon la définition de Lehman (1966).

to-postorbitaire et du nasal, et disposés en une rangée irrégulière atteignant presque la limite dorsale de la narine postérieure. Revenant sur une première interprétation de cette ligne d'orifices (Jessen *in* Lehman, 1966, fig. 7, et fig. 2 B du présent travail), cet auteur renonce à y voir les traces d'un canal sensoriel : il n'a pas observé en effet de communications entre ces pores, et la face inférieure des os correspondants ne porte point de ride marquant le trajet du canal. Le fait que ces orifices sont plus grands que les pores externes des lignes sensorielles suggèrerait l'existence de « sacs sensoriels » (= « Nervensäckchen ») comparables à ceux d'*Acipenser*, *Polyodon*, *Scaphirhynchus*, et aux zones de « sacs nerveux » supposées par Nielsen (1949) chez *Birgeria*. Il convient de noter que chez les quatre genres ci-dessus la présence de sacs sensoriels est corrélative d'une réduction de l'ossification ainsi que le remarque Nielsen. En particulier, *Birgeria* présente des lacunes d'ornementation sur le toit crânien, correspondant peut-être aux zones des sacs sensoriels. Jessen n'a observé chez *Moythomasia* ni lacunes osseuses, ni réductions de l'ossification. Ce même auteur rapproche également ces pores des petits « neuromastes libres » de *Phoxinus laevis*. Remarquons cependant, ainsi que nous le verrons plus loin, que les « sacs sensoriels » et les « neuromastes libres » sont disséminés sur de nombreuses régions de la tête et qu'ils suivent à peu près le trajet des canaux sensoriels. Ce n'est pas le cas de *Moythomasia* chez lequel ces pores ne se trouvent qu'au-dessus de l'orbite, loin du canal supraorbitaire auquel ils ne semblent point liés. Jessen reconnait d'ailleurs qu'ils suivent un trajet tout à fait comparable à celui de la « ligne profonde » des Acanthodiens, de *Cheirolepis* et de *Cocconiscus* (voir ci-dessous). Il ne serait donc pas illogique d'y voir un reste de canal dorso-latéral-antérieur plus ou moins régressé ou modifié.

Chez *Cocconiscus wildi* (cf. Watson, 1925, et fig. 2 C du présent travail) du Westphalien du Lancashire, un élément postérieur du canal dorso-latéral-antérieur prolonge, à l'instar de *Cheirolepis*, la partie otique du canal infraorbitaire sur le dermosphénotique. On trouve probablement un élément semblable chez *Cocconiscus baldwini* du Pennsylvanien du Kansas (Poplin, 1974). D'autre part, sur la partie postéro-dorsale de l'antéorbitaire, la branche antérieure de ce même canal s'anastomose au canal infraorbitaire en arrière d'un orifice, probablement la narine postérieure, qui sépare l'antéorbitaire du nasal. La direction prise par cette portion de canal interdit de penser qu'il s'agit là d'une commissure entre les canaux supra- et infraorbitaire.

Des pores ou des fragments de ligne sensorielle, appartenant probablement au canal dorso-latéral-antérieur, sont également signalés sur le dermosphénotique de deux espèces de *Paramblypterus* : *P. rohanni* (cf. Heyler, 1969) de l'Autunien du bassin d'Autun (France) et *P. decorus* (cf. Blot, 1966) du Stéphanien de Commentry (France).

— *Aeduellidae*

L'Autunien de France a fourni plusieurs formes chez lesquelles Heyler (1969) a signalé au-dessus de l'orbite de fréquentes traces de canaux sensoriels issus du coude postorbitaire du canal infraorbitaire sur le dermosphénotique et se dirigeant vers le nasal. C'est le cas de *Decazella vetteri* du bassin de Decazeville (fig. 3 A) et de *Bourbonnella guilloti* de Bourbon-l'Archambault.

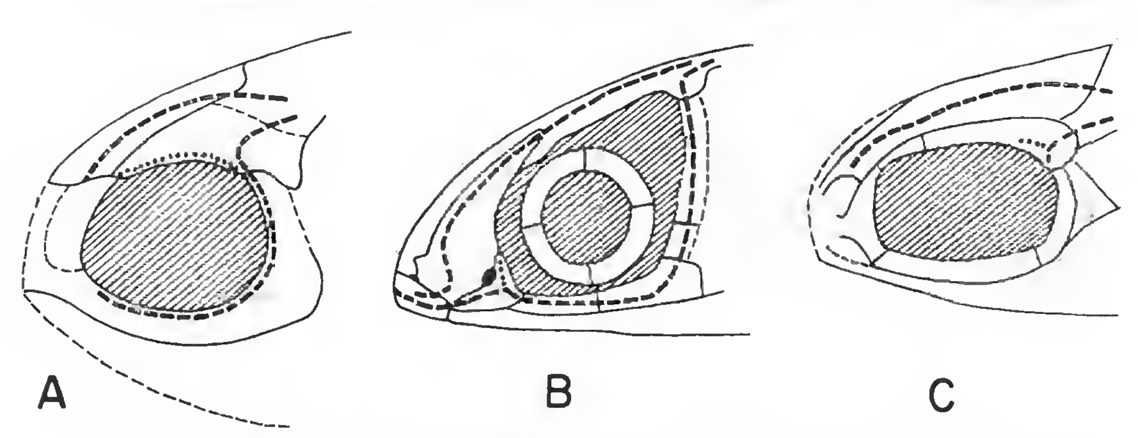


Fig. 3. — A, *Decazella vetteri* (simplifié d'après Heyler, 1969) ; B, *Brigeria groenlandica* (simplifié d'après Nielsen, 1949) ; C, *Brookvalia gracilis* (simplifié d'après Wade, 1935). (Voir fig. 2 pour l'interprétation des dessins.)

2. **Birgériformes** [1]

Chez *Birgeria groenlandica* (fig. 3 B), de l'Éotrias du Groenland (Nielsen, 1949), la narine postérieure est entourée à l'avant par le nasal, à l'arrière par la branche postéro-supérieure de l'antéorbitaire. Celle-ci porte un court canal correspondant probablement à la portion tout à fait antérieure du canal dorso-latéral-antérieur, anastomosée au canal infraorbitaire. Cette disposition est semblable à celle de *Cocconiscus*.

3. **Perléidiformes**

Chez *Brookvalia gracilis* (fig. 3 C) et *Brookvalia propennis*, deux Catopteridae du Trias inférieur d'Australie dont Wade (1935) a publié deux reconstitutions, l'orbite est bordée par un supraorbito-dermosphénotique parcouru par un fragment du canal dorso-latéral-antérieur qui fait suite vers l'avant à la partie otique du canal infraorbitaire.

Chez *Perleidus woodwardi* (fig. 4 A), Perleididae du Trias du Spitzberg (Stensiö, 1921), le canal supraorbitaire, au lieu de traverser le naso-postrostral, s'infléchit dans le frontal vers son angle antéro-externe et joint le canal infraorbitaire dans le rostral par l'intermédiaire d'une branche qui traverse l'antéorbitaire. Nous verrons plus loin (p. 132) que cette branche postérieure aux deux narines (qui s'ouvrent toutes deux entre le naso-postrostral et l'antéorbitaire) est probablement le canal dorso-latéral-antérieur. Selon Stensiö (1921) la disposition des canaux et des os serait semblable chez *Colobodus maximus*, autre Perleididae du Trias du Spitzberg : bien que son texte ne l'exprime pas clairement, l'unique ouverture nasale externe de cette espèce représenterait les deux narines antérieure et postérieure fusionnées et les os bordant cette ouverture unique seraient donc le naso-postrostral et l'antéorbitaire. Cette interprétation, logique et satisfaisante pour l'esprit, présente cependant quelque incertitude dans la mesure où l'extrémité du rostre ne semble pas, d'après les figures, parfaitement conservée : le « naso-postrostral » de Stensiö pourrait

1. Je suis ici la suggestion de Heyler (1969 : 214) consistant à ériger l'ordre des Birgériformes, étant donné les grandes différences qui séparent les Birgeriidae des Palaeoniscidae.

n'être qu'un rostral, l' « antéorbitaire » le nasal, ces deux os entourant la seule narine antérieure. La narine postérieure pourrait alors se trouver quelque part en avant ou latéralement par rapport au nasal. Dans cette seconde hypothèse le canal supraorbitaire suivrait un trajet normal à travers le nasal jusqu'à la commissure ethmoïdienne.

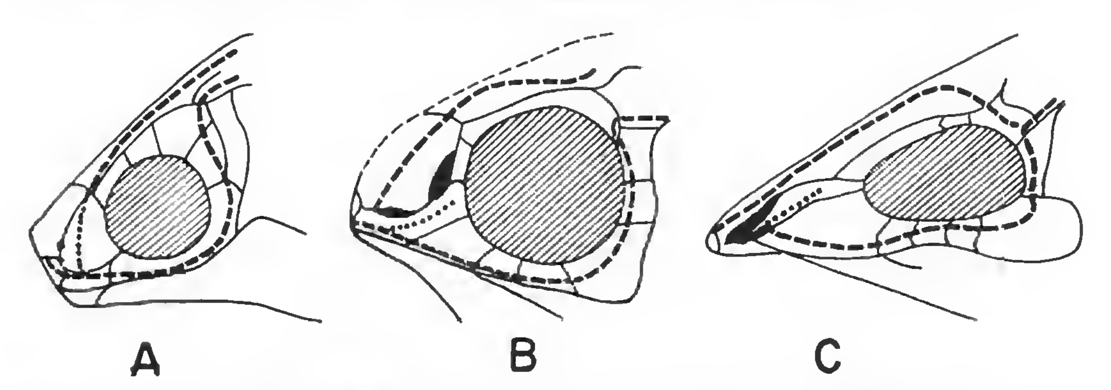


Fig. 4. — A, *Perleidus woodwardi* (simplifié d'après Stensiö, 1921) ; B, *Parasemionotus labordei* (simplifié d'après Lehman, 1952) ; C, *Furo normandica* (simplifié d'après Wenz, 1697). (Voir fig. 2 pour l'interprétation des dessins.)

4. Parasémionotiformes

Chez les genres *Parasemionotus* (fig. 4 B), *Watsonulus*, et *Paracentrophorus* (cf. Gardiner, 1960), tous trois de l'Éotrias de Madagascar, la narine postérieure s'ouvrait probablement dans une lacune osseuse située en avant du bord postéro-supérieur de l'antéorbitaire et du supraorbitaire antérieur. Dans ces trois genres, les canaux sensoriels sont reconnaissables grâce à leurs pores s'ouvrant à la surface des os. La ligne supraorbitaire s'anastomose à la commissure ethmoïdienne dans le rostral en avant de la narine antérieure. L'antéorbitaire est traversé par une branche du canal dorso-latéral-antérieur issue du canal infraorbitaire. Le prolongement hypothétique de cette branche se dirige, non pas vers le canal supraorbitaire, mais, en arrière de l'emplacement probable de la narine postérieure, vers la série des os supraorbitaux (cf. p. 132). Nous retrouvons donc ici la disposition de *Cocconiscus*.

5. Catervariolidae

Le canal dorso-latéral-antérieur apparaîtrait également, par ses extrémités antérieure et postérieure, sur de nombreux spécimens de *Catervariolus hornemani* du Kimmeridgien de Stanleyville (Zaïre) décrits par Saint-Seine (1955). Il formerait en premier lieu un court canal issu du coude postorbitaire du canal infraorbitaire, et qui pénétrerait de manière fort constante le supraorbitaire postérieur dans son premier tiers où il se terminerait par un gros pore. La branche antérieure de ce même canal se retrouverait, en second lieu, sur l' « adnasal », petit os allongé que Saint-Seine aurait observé sur plusieurs museaux en bon état de conservation.

6. **Amiiformes**

Chez *Furo normandica* (cf. WENZ, 1967, et fig. 4 C), Furidae du Lias supérieur de Normandie, l'antéorbitaire porte également, anastomosé au canal infraorbitaire, en arrière des deux narines, un fragment du canal dorso-latéral-antérieur qui se dirige vers le supraorbitaire antérieur sans l'atteindre (cf. p. 132).

Citons au passage *Urocles elongatus* du Kimmeridgien de Cerin sur le dermosphénotique duquel SAINT-SEINE (1949) aurait observé un canalicule, partant du coude postorbitaire du canal infraorbitaire, qui longerait sur une courte distance le bord de l'orbite.

L'interprétation des canaux sensoriels de la région du museau chez *Sinamia zdanskyi*, Amiidae du Crétacé inférieur de Chine, a été assez discutée (fig. 5). Selon STENSIÖ (1935), le canal infraorbitaire au niveau de l'antéorbitaire envoie : 1) une longue branche antérieure formant la commissure ethmoïdienne dans le rostral ; 2) une branche dorsale qui se continuerait dans la peau séparant le nasal et le frontal et irait s'anastomoser au canal supraorbitaire (la narine postérieure est hypothétiquement placée en arrière du passage supposé de cette dernière branche, dans la lacune osseuse située entre nasal, frontal, antéorbitaire et bord orbitaire) ; 3) une seconde branche dorsale située en avant de la précédente et dirigée vers l'extrémité antérieure du canal supraorbitaire dans le nasal.

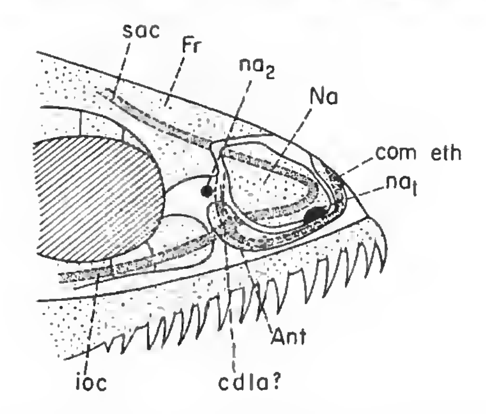


FIG. 5. — *Sinamia zdankyi* (simplifié d'après STENSIÖ, 1937).
Ant, antéorbitaire ; Fr, frontal ; Na, nasal ; cdla?, canal dorso-latéral-antérieur possible ; com.eth, commissure ethmoïdienne ; ioc, canal infraorbitaire ; na_1, na_2 narines antérieure et postérieure ; soc, canal supraorbitaire.

A la suite de STENSIÖ, JARVIK (1942) interprète les deux branches sensorielles dorsales de l'antéorbitaire chez *Sinamia* comme étant deux commissures (antérieure et postérieure) reliant les canaux supra- et infraorbitaire entre les deux narines. PEHRSON (1947) critique ce point de vue et pense que, dans l'antéorbitaire, le canal infraorbitaire envoie, outre un prolongement vers la commissure ethmoïdienne, deux très courtes branches vers le haut qui ne seraient que des canalicules du canal infraorbitaire, terminés chacun par un pore.

Une autre hypothèse peut être avancée qui consisterait à placer l'orifice externe de la narine postérieure plus en avant que le suppose STENSIÖ et à faire passer la branche dorsale postérieure issue du canal infraorbitaire en arrière de ladite narine. L'observation

des seules photographies de *Sinamia* (Stensiö, 1935, pl. I, XII, XIII) montre, en effet, que la direction prise par ce canal dans l'antéorbitaire est plus postérieure que ne le propose Stensiö dans ses reconstitutions (1935, fig. 18-19). S'il en était ainsi, on pourrait penser que la branche supéro-postérieure observée sur l'antéorbitaire serait un reste du canal dorso-latéral-antérieur qui se terminerait, en arrière de la narine postérieure (cf. p. 132), dans l'espace de peau bordant l'orbite vers l'avant, donc sans rejoindre le canal supraorbitaire.

D'autre part, une liaison internasale entre les canaux supra- et infraorbitaire par l'intermédiaire du rameau dorsal antérieur de l'antéorbitaire n'aurait rien d'étonnant puisque ce cas est fréquemment rencontré chez les Actinoptérygiens.

Mais, ainsi qu'il est dit plus haut, tout ceci n'est qu'hypothèse basée sur la seule observation des schémas et photographies.

Chez l'actuel *Amia calva*, Allis (1889) a montré qu'un canalicule, issu du canal infraorbitaire et traversant l'antéorbitaire de part en part, réalise une anastomose des canaux supra- et infraorbitaire dans la peau située en avant de la narine postérieure. Stensiö (1947) pense qu'il s'agit là probablement de la portion ventrale d'une connexion primitive entre la ligne infraorbitaire et la « ligne profonde » ou la ligne supraorbitaire. (Nous reviendrons plus loin sur le problème de la survivance de la « ligne profonde » chez *Amia*, p. 133 et suiv.). Pehrson (1947) remarque que cette partie de canal apparaît tardivement dans le développement d'*Amia* et, de ce fait, doute de la valeur phylogénétique et morphologique de cette commissure. De toutes manières cette connexion ne semble pas pouvoir, en première approximation, être rapportée, étant donné sa place en avant de la narine postérieure, au canal dorso-latéral-antérieur qui, lui, est toujours observé en arrière de cette même narine (cf. p. 132). Pour cette même raison, l'hypothèse d'Hammarberg (1937 : 290) selon laquelle cette branche ascendante de l'antéorbitaire d'*Amia* est homologue de la liaison postnasale des canaux supra- et infraorbitaire chez le Lépisostée ne me paraît pas justifiée.

7. Lépisostéiformes

Chez le *Lepisosteus* actuel (fig. 6) l'antéorbitaire porte deux anastomoses joignant le canal supraorbitaire et le canal infraorbitaire ; l'une passe entre les deux narines, la seconde en arrière de la narine postérieure (Allis, 1905) ; toutes deux sont homologues des branches

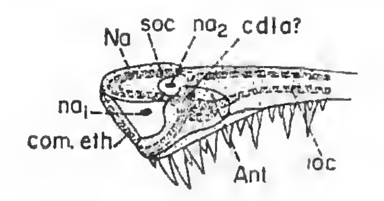


Fig. 6. — *Lepisosteus osseus* (simplifié d'après Allis, 1905). Ant, antéorbitaire ; Na, nasal ; cdla?, canal dorso-latéral-antérieur possible ; com.eth, commissure ethmoïdienne ; ioc, canal infraorbitaire ; na_1, na_2 narines antérieure et postérieure ; soc, canal supraorbitaire.

dorsales portées par l'antéorbitaire de *Sinamia* (cf. p. 125) (Hammarberg, 1937). D'après sa place par rapport aux deux narines (cf. p. 132), la branche postérieure pourrait correspondre au canal dorso-latéral-antérieur. Le fait que cette même branche soit anastomosée au canal supraorbitaire n'est pas en contradiction avec cette idée, mais vient au con-

traire soutenir l'hypothèse de STENSIÖ sur la fusion de la « ligne profonde » avec ce dernier (cf. p. 133). HAMMARBERG a souligné la ressemblance entre cette branche postnasale de *Lepisosteus* et les dispositions trouvées chez *Cocconiscus wildi* et *Birgeria groenlandica*. Il convient cependant de remarquer que cette anastomose est très courte et ne communique avec l'extérieur par aucun pore : son attribution au canal dorso-latéral-antérieur reste donc hypothétique.

8. **Pholidophoriformes**

Les études de NYBELIN (1966) montrent que la famille des Pholidophoridae semble avoir conservé également des restes du canal dorso-latéral-antérieur. Chez *Pholidophorus bechei* du Lias inférieur de Lyme Regis (Angleterre) (fig. 7 A) le canal infraorbitaire, au niveau de son coude dans le dermosphénotique, envoie un diverticule vers le haut qui se termine par un gros pore sur le bord supérieur de l'os. Ceci peut être interprété soit comme un canalicule simple du canal infraorbitaire, soit comme un fragment postérieur du canal dorso-latéral-antérieur. Dans l'antéorbitaire de cette même espèce et de *Ph. latiusculus*, ainsi que des genres *Pholidophoroides*, *Pholidophoropsis* (tous du Trias inférieur de Lyme Regis) ce même canal forme peut-être une branche ascendante issue du canal infraorbitaire, et qui se termine par un gros pore sans atteindre le bord postéro-supérieur de l'os. Sa direction est parallèle à celle du canal supraorbitaire dans le nasal et passe en arrière de la narine postérieure (cf. p. 132).

Chez les Ichthyokentemidae, nous retrouvons la même partie antérieure du canal dorso-latéral-antérieur. Celui-ci traverse de part en part l'antéorbitaire en arrière de l'ouverture probable des deux narines chez *Ichthyokentema* (Jurassique supérieur anglais) (cf. p. 132) (GRIFFITH et PATTERSON, 1963, et fig. 7 B).

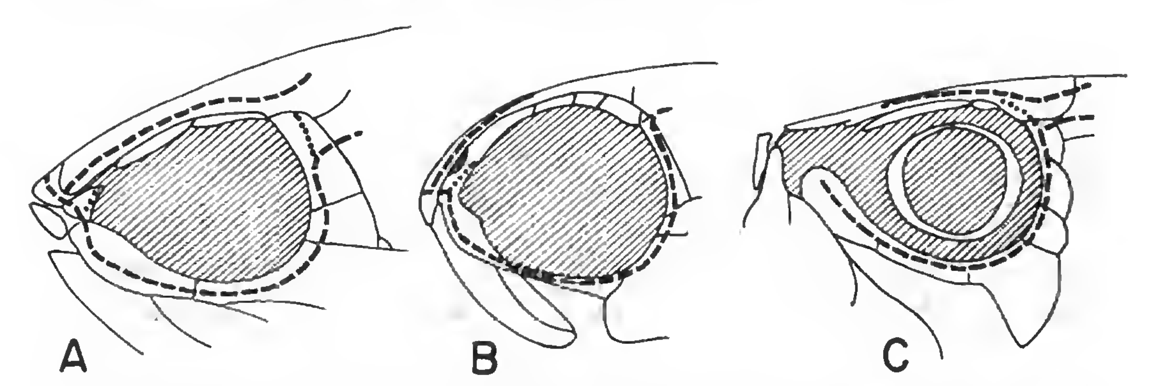


FIG. 7. — A, *Pholidophorus bechei* (simplifié d'après NYBELIN, 1966) ; B, *Ichthyokentema purbeckensis* (simplifié d'après GRIFFITH et PATTERSON, 1963) ; C, *Leptolepis normandica* (simplifié d'après NYBELIN, 1962).
(Voir fig. 2 pour l'interprétation des dessins.)

9. **Clupéiformes**

Une courte branche de canal, issue du coude postorbitaire du canal infraorbitaire, a été décrite chez *Leptolepis*. NYBELIN (1962) la figure chez *L. normandica* (Lias supérieur

de France et d'Angleterre, fig. 7 C) où elle pénètre dans le frontal en direction du canal supraorbitaire mais sans atteindre celui-ci. Ce même canal existe également dans le dermosphénotique de *L. coryphaenoides* (Lias supérieur d'Angleterre et d'Allemagne) (Nybelin, 1962) ; Wenz (1967) l'a également observé sur le matériel français de cette dernière espèce.

Ce fragment de ligne sensorielle peut être interprété comme une branche postérieure du canal dorso-latéral-antérieur ; mais on pourrait également penser à un simple canalicule du canal infraorbitaire. Une troisième hypothèse consisterait à voir dans ce canal, qui pénètre dans le frontal (à l'encontre de la « ligne profonde »), l'amorce d'une liaison postorbitaire entre les canaux supraorbitaire et infraorbitaire. Le cas de *Leptolepis* est donc contestable et ne peut être pris sérieusement en considération dans l'histoire du canal dorso-latéral-antérieur.

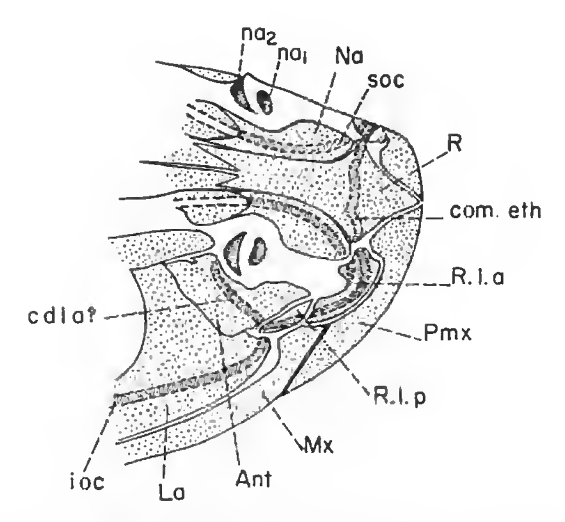


Fig. 8. — *Elops saurus* (simplifié d'après Nybelin, 1956).
Ant, antéorbitaire ; La, lacrymal ; Mx, maxillaire ; Na, nasal ; Pmx, prémaxillaire ; R, rostral ; R.l.a., rostral latéral antérieur ; R.l.p. rostral latéral postérieur ; cdla? canal, dorso-latéral-antérieur possible ; com. eth, commissure ethmoïdienne ; ioc, canal infraorbitaire ; na_1, na_2 narines antérieure et postérieure ; soc, canal supraorbitaire.

Une branche « antorbitaire » ou « postnasale » du canal infraorbitaire dans l'antéorbitaire (donc, à mon avis, la branche antérieure du canal dorso-latéral-antérieur) a été signalée par Nybelin (1956, 1967) chez *Elops saurus* (fig. 8), *Elops lacerta*, *Megalops cyprinoides*, *Tarpon atlanticus*, *Sardina pilchardus*, *Alosa fallax* et *Clupea harengus*. Dans ces deux derniers genres, Nybelin note une tendance à la réduction de cette branche de canal en « pit-line » postnasale, ainsi que chez *Coregonus nasus* et *Coregonus albula*.

★

La présence de restes du canal dorso-latéral-antérieur est beaucoup plus contestable dans un certain nombre de genres ou de groupes.

Acipensériformes. — De nombreux travaux, parmi lesquels ceux d'Allis (1905), Luther (1913), Pehrson (1944), ont décrit des organes sensoriels de la ligne latérale chez

Acipenser, *Polyodon* et *Scaphirhynchus*. Ces trois genres sont caractérisés par la présence sur la tête, en plus des neuromastes des canaux sensoriels et sans rapport anatomique avec ceux-ci, de plusieurs groupes de « sacs sensoriels » (« nerve sacs » ou « nervensäckchen ») dont le rôle véritable reste fort discuté (DEVILLERS, 1958). STENSIÖ (1947) pense cependant que chez l'Esturgeon les sacs sensoriels situés sur les parties médiane et postérieure du toit crânien peuvent correspondre partiellement, par leur position, à un fragment de la « ligne profonde » qui serait annexée par la partie antérieure du canal supraorbitaire. Ceci reste très hypothétique ; il convient en effet de remarquer que ces sacs sensoriels se trouvent non seulement au-dessus de l'orbite, mais encore sur les parties rostrale, operculaire, mandibulaire et supratemporale de la tête, et que ces différents groupes reçoivent la même innervation que les canaux sensoriels des régions correspondantes. Peut-être s'agit-il ici d'un caractère de spécialisation des Acipensériformes.

Nous trouvons une situation analogue chez le Vairon (*Phoxinus laevis* cf. MANIGK, 1933). On trouve sur la tête de ce **Cypriniforme** un grand nombre de petits « neuromastes libres » qui suivent à peu près le même trajet que les canaux sensoriels avec lesquels ils n'ont pas de rapports anatomiques. En ce qui concerne les neuromastes libres du toit crânien en avant de l'orbite, il semble plus justifié, comme le propose DEVILLERS (1947), de penser qu'ils sont développés en relation avec le canal supraorbitaire et non pas avec la « ligne profonde » (STENSIÖ, 1947). Seule une étude précise du développement du Vairon pourrait trancher ce problème.

PEHRSON (1944-1945) formule les mêmes réserves chez *Esox* à propos de la ligne superficielle d'organes sensoriels qui sont en rapport avec la portion antéorbitaire du canal infraorbitaire ; également chez *Gymnarchus niloticus* (Mormyriforme) pour la « pit-line » nasale qui est en relation avec le canal supraorbitaire.

Brachioptérygiens. — Chez le Polyptère actuel, un prolongement du canal supraorbitaire s'incurve latéralement et contourne par l'avant la narine antérieure. JARVIK y voyait en 1942 la commissure transverse antérieure des Cœlacanthidés, en 1947 la « ligne profonde ». PEHRSON (1947-1958) et DEVILLERS (1958) préfèrent interpréter cette ligne comme l'extrémité antérieure du canal supraorbitaire, ce qui est la solution la plus logique étant donné la place de la narine (cf. p. 132).

Dipneustes. — Reprenant un schéma de *Dipterus* (Dévonien) donné par GRAHAM-SMITH et WESTOLL (1937), STENSIÖ (1947) a figuré sur le supraorbitaire antérieur une « pit-line » dont il n'a pas précisé l'origine et qui, par sa position, pourrait évoquer un fragment préorbitaire du canal dorso-latéral-antérieur. Mais, en l'absence de documents plus précis, il n'est pas possible d'utiliser ce fait dans le sujet qui nous préoccupe.

Plus intéressant est ce fragment de canal, issu du coude postorbitaire du canal infraorbitaire, pénétrant le supraorbitaire chez *Scaumenacia curta* du Dévonien supérieur du Canada, et que STENSIÖ (1947) interprète avec prudence comme la « ligne profonde ». Ce même canal est plus récemment figuré dans la même espèce par JARVIK (1968), sans interprétation cependant. Ici encore l'indice est trop faible pour intervenir autrement que pour mémoire dans le présent travail.

D'autre part, les études sur les Dipneustes actuels n'ont pas mis en évidence, jusqu'à présent, d'élément susceptible d'être rapporté au canal dorso-latéral-antérieur.

Crossoptérygiens

a — Actinistiens : Selon Jarvik (1942), Millot et Anthony (1958), les Cœlacanthiformes sont caractérisés par la présence, de chaque côté, entre la narine antérieure et les deux narines postérieures, de deux commissures transversales plus ou moins développées selon l'époque et les genres. La position internasale de ces commissures ne permet pas d'y voir de traces de la « ligne profonde » (cf. p. 132).

b — Rhipidistiens : Jarvik (1944) a observé chez *Eusthenopteron foordi* une commissure joignant, juste en avant de l'orbite, les canaux supra- et infraorbitaire. Il est difficile d'y voir la présence du canal dorso-latéral-antérieur, car cette anastomose n'a été observée que sur quelques spécimens de cette espèce. D'ailleurs Pehrson (1947) doute qu'il y ait sur ces échantillons une communication réelle entre les deux canaux.

Stégocéphales. — Watson (1926) a figuré sur une reconstitution de *Megalocephalus* (= *Orthosaurus*) *pachycephalus*, Rachitome du Carbonifère d'Angleterre, un sillon sensoriel qui traverse le maxillaire et le lacrymal entre la narine et l'orbite pour se terminer dans le préfrontal, et dont la position évoque la branche antérieure du canal dorso-latéral-antérieur, telle qu'elle est décrite plus haut chez certains Actinoptérygiens comme *Cocconiscus*. Cependant ce sillon n'étant l'objet, dans le texte de Watson, d'aucune description, et n'ayant pas son pareil chez aucun autre spécimen de Stégocéphale décrit jusqu'à présent, il ne saurait être question d'en tenir compte dans l'histoire de la ligne profonde.

Élasmobranches. — Ce groupe est le seul chez lequel je n'ai trouvé, dans la littérature, aucune mention du canal dorso-latéral-antérieur. Si le nerf profond est signalé chez *Raia* ou *Laemargus*, par exemple (Ewart et Mitchell, 1891), il n'est en relation avec aucun canal sensoriel.

Discussion

Nous venons de passer en revue les jalons qui permettent de suivre le canal dorso-latéral-antérieur à travers l'évolution des Vertébrés inférieurs. J'ai cité pour mémoire sa présence chez les Ostracodermes, les Arthrodires, peut-être les Antiarches, mais j'ai rappelé à leur propos qu'il est difficile de les comparer aux autres groupes de Vertébrés. C'est donc à partir des Acanthodiens qu'il semble possible d'étudier la continuité de l'histoire de ce canal. Une remarque s'impose tout de suite : la présence du canal dorso-latéral-antérieur, ou de ses restes, paraît actuellement caractériser la lignée actinoptérygienne, et non les autres ordres de Gnathostomes (Sélaciens, Brachioptérygiens, Crossoptérygiens, Dipneustes, Stégocéphales) où l'on n'en trouve que des « restes » rares et toujours discutables.

1. A l'origine des différentes dispositions que nous avons observées on peut imaginer un stade primitif, proche des Acanthodiens de Bourbon-l'Archambault, où la ligne dorso-latérale-antérieure joint, sans solution de continuité, la commissure ethmoïdienne

au coude postorbitaire du canal infraorbitaire, parallèlement au canal supraorbitaire en traversant l'antéorbitaire, le ou les supraorbitaux et la région du dermosphénotique (fig. 10 A). Très vite cette ligne sensorielle a montré de fortes tendances à la réduction ; dans certains cas la partie située au-dessus de l'orbite a disparu ne laissant que l'extrémité antérieure ou postérieure du canal ; dans les autres cas le canal dorso-latéral-antérieur a totalement disparu.

2. On ne connaît que deux genres chez lesquels les extrémités antérieure et postérieure du canal sont signalées simultanément : *Cocconiscus* (cf. p. 122) et peut-être *Catervariolus* (?) (cf. p. 124).

3. Il est intéressant de constater que la partie postérieure du canal dorso-latéral-antérieur est surtout conservée chez les Actinoptérygiens primitifs : Palaeoniscidae, Aeduellidae et Catopteridae. Chez les Holostéens, seuls sont connus les cas des Catervariolidae et des genres *Uroeles* (cf. p. 125) et *Pholidophorus* (cf. p. 127) où sa présence est contestable. Il en est de même pour *Leptolepis* chez les Téléostéens, chez lequel plusieurs interprétations sont possibles en ce qui concerne le court fragment de canal issu du coude postorbitaire du canal infraorbitaire (cf. p. 128).

Cette partie postérieure est toujours issue du coude postorbitaire du canal infraorbitaire sur le dermosphénotique ; elle se dirige vers l'avant et, selon les cas, se termine en cul-de-sac plus ou moins loin au-dessus de l'orbite dans le supraorbito-dermosphénotique ou le dermosphénotique, le supraorbitaire ou même le nasal chez *Moythomasia* (cf. p. 121).

4. Quant à la partie antérieure du canal dorso-latéral-antérieur, son observation est rendue beaucoup plus délicate par le mauvais état fréquent de la région du museau chez les fossiles ; c'est pourquoi les auteurs donnent parfois des interprétations variées des mêmes espèces. Nous l'avons déjà remarqué chez *Cheirolepis* (cf. p. 121), à l'instar de Wenz (1967 : 246).

Une autre difficulté vient du risque de confondre le canal dorso-latéral-antérieur avec l'anastomose (réalisée ou non selon les genres) entre les canaux supra- et infraorbitaire dans la région ethmoïdienne. Une mise au point s'impose, comme le suggère Nybelin (1956 : 458). Par définition le nasal est toujours traversé par le canal supraorbitaire qui rejoint éventuellement la commissure ethmoïdienne dans ce dernier os, le rostro-prémaxillaire ou l'antéorbitaire selon les cas. Les Paléoniscides possèdent deux paires de narines : les narines antérieure et postérieure qui bordent de part et d'autre le nasal (dans ce cas l'anastomose entre les canaux supra- et infraorbitaire est placée entre les narines). Gardiner (1963 : 315-316) a montré comment, selon lui, pendant l'évolution des Actinoptérygiens, en particulier chez les Parasemionotidae et les Pholidophoridae, la narine antérieure aurait migré autour du bord antérieur du nasal pour se rapprocher de la narine postérieure et finir par confluer avec celle-ci chez les Téléostéens. Ce mouvement n'aurait pu se faire qu'après une rupture de l'anastomose entre les canaux supra- et infraorbitaire : mais il n'en reste pas moins que le canal supraorbitaire traverse toujours le nasal antérieurement par rapport à la narine postérieure, ou aux deux narines, jamais postérieurement même dans les cas les plus évolués [1].

1. Allis (1905) signale cependant que chez les Characinidae actuels la place de l'ouverture commune des deux narines par rapport à l'extrémité antérieure du canal infraorbitaire est très variable selon les genres. C'est ainsi que chez *Macrodon trahira* ce canal débute par une branche relevée vers le haut en arrière des narines, alors que chez *Hydrocyon brevis* et *Alestes nurse* le canal infraorbitaire commence en dessous et en avant de cette même ouverture des narines.

Nous pouvons donc distinguer le canal dorso-latéral-antérieur, qui passe en arrière de la narine postérieure dans l'antéorbitaire, de la jonction entre les canaux supra- et infraorbitaire placée dans le nasal soit entre les narines, soit en avant de la narine antérieure selon les genres et la place de cette même narine. Ces deux derniers canaux peuvent être reliés l'un à l'autre, en plus de leur liaison antérieure, par une commissure qui passe toujours en avant de la narine postérieure. *Lepisosteus* et, peut-être, *Sinamia* sont deux formes qui illustrent parfaitement ce qui précède.

Dans ce cas, si l'hypothèse de GARDINER (1963), selon laquelle la ligne sensorielle postéro-dorsale de l'antéorbitaire est un reste de l'anastomose entre canaux supra- et infraorbitaire, est sinon démontrée du moins tout à fait plausible pour les genres comme *Pteroniscuius*, *Cosmoptychius* (fig. 9), *Watsonichthys*, *Mesonichthys*, etc. (chez lesquels cette branche postéro-dorsale est située en avant de la narine postérieure), elle devient inacceptable chez *Cocconiscus* (cf. p. 122), *Birgeria* (cf. p. 123), *Ichthyokentema* (cf. p. 127) par exemple, chez lesquels cette branche est postnasale.

En toute logique, cette branche postnasale ne peut pas concerner l'anastomose des canaux supra- et infraorbitaire, mais plutôt la partie antérieure du canal dorso-latéral-antérieur. Cette dernière ne peut exister que chez des genres dont la narine postérieure est bordée par de l'os, l'antéorbitaire ou l' « adnasal » dans le cas des Catervariolidae (cf. p. 124), comme (en plus des trois genres cités ci-dessus) *Furo* (cf. p. 125), *Perleidus* (p. 123), *Pholidophorus* (cf. p. 127), *Elops*, *Tarpon*, (cf. p. 128), etc.

Chez les genres *Lawnia*, *Caturus*, *Lepidotes*, *Dapedius*, cependant, l'antéorbitaire borde la narine postérieure, ou l'orifice commun aux deux narines, mais on n'y a jusqu'à présent jamais observé de branche du canal dorso-latéral-antérieur malgré ce que suggèrent les schémas publiés par GARDINER (1963). A ceci trois explications sont possibles ; cette branche est entièrement régressée chez ces spécimens, ou bien elle n'est pas visible à cause du mauvais état du matériel, ou encore elle se trouvait dans la peau au-dessus de l'os.

Enfin les nombreux genres d'Actinoptérygiens chez lesquels on n'observe point de trace du canal dorso-latéral-antérieur sur le museau sont caractérisés par le fait que c'est le nasal lui-même qui forme le bord de l'orbite, creusé par une petite encoche pour la narine postérieure, quand celle-ci est visible [1]. *Pteroniscuius*, *Boreosomus*, *Carnuboniscus*, *Palaeoniscus*, *Ptycholepis*, en sont des exemples.

5. Si le canal dorso-latéral-antérieur a effectivement existé chez des formes primitives comme certains Acanthodiens, comment a-t-il disparu plus ou moins partiellement chez les Actinoptérygiens ? On peut évoquer deux hypothèses à ce propos.

a — Nous avons vu plus haut (p. 128) que NYBELIN (1962) a remarqué chez certains Téléostéens (*Alosa fallax*, *Clupea harengus* et deux espèces de *Coregonus*) une tendance à la réduction de la ligne sensorielle postnasale en « pit-line » postnasale. Suivant le même procédé, la « ligne profonde » aurait pu chez les Acanthodiens et les Actinoptérygiens se transformer en « pit-line » et former une ligne sensorielle très superficielle traversant la peau au-dessus des os ou au-delà de la surface de ceux-ci : ce pourrait être le cas de *Sinamia*

1. PEHRSON (1947) va jusqu'à supposer la disparition complète de cette narine chez un certain nombre de Palaéonisciformes.

(cf. p. 125). Mais, mis à part les exemples cités ci-dessus par NYBELIN, on n'a jusqu'ici jamais observé de « pit-line » sur l'antéorbitaire, ni même en avant du coude postorbitaire du canal infraorbitaire, chez aucun Actinoptérygien.

b — PEHRSON (1922, 1940) a montré comment, selon lui, chez *Amia calva* certains os dermiques du crâne sont développés à partir de primordia osseux doubles (ou « binaires ») : ce sont des os portant le canal supraorbitaire (nasal-frontal), la partie otique du canal infraorbitaire (dermosphénotique et dermoptérotique) et le canal préoperculo-mandibulaire. Les os portant la commissure ethmoïdienne, les parties sous et postorbitaires du canal infraorbitaire et la commissure supratemporale, les suprascapulaires et le supracleithrum sont développés à partir de primordia simples. A propos de la formation des os à primordia binaires chez les descendants des Acanthodiens, PEHRSON écrit : « The sensory canals have become embedded in the bones as a rule, either so that the bones in an original pair have fused to form one unit, or so that the canal has been surrounded by the edge of one of the two adjacent bones. In the former case the canal will be situated more or less in the middle of the single bone thus formed. In the other case the canal will lie in only one of the two original bones, and the other component, originally formed in connection with the sense organ, may either disappear or develop into a separate bone, seemingly free from the canal ».

Selon STENSIÖ (1947 : 119-120) qui a repris cette hypothèse en la précisant, des paires de primordia qui jalonnent le canal supraorbitaire chez les embryons d'*Amia calva* (dans le nasal et le frontal), la ligne mésiale de primordia serait développée en relation avec ce même canal, alors que la ligne latérale de primordia appartiendrait à la « ligne profonde ». Celle-ci aurait donc été, chez *Amia*, incorporée au canal supraorbitaire. Il suppose que cette annexion s'est produite chez un grand nombre de Poissons, entre autres l'Esturgeon (cf. p. 129), ainsi que chez des Stégocéphales et même des Amphibiens actuels (cf. p. 130). Toutefois STENSIÖ remarque lui-même que chez l'Esturgeon, le Lépisostée et les Téléostéens chez lesquels une étude embryologique a été faite, seul le nasal porte des primordia doubles, ce qui peut jeter quelque doute sur la valeur de cette hypothèse.

En conséquence, les os bordant l'orbite latéralement au frontal seraient, suivant les suggestions de PEHRSON et STENSIÖ, développés en relation avec le canal dorso-latéral-antérieur. STENSIÖ cite à ce propos le supraorbito-dermosphénotique de *Pteroniscolus*, les supraorbitaux et supraorbito-infraorbitaires de *Cheirolepis* et *Cornuboniscus*, le supraorbito-dermosphénotique de *Boreosomus*. A ces exemples on peut ajouter les genres *Nematoptychius*, *Watsonichthys*, *Amblypterus*, *Ptycholepis*, *Oenoscopus*, etc. On peut remarquer de plus que les genres qui possèdent des parties antérieure ou postérieure du canal dorso-latéral-antérieur sont, semble-t-il, plus fréquemment pourvus d'os supraorbitaux que les genres qui ne portent point de restes de cette ligne sensorielle : *Cocconiscus*, *Paracentrophorus*, les Parasemionotidae, *Furo*, *Leptolepis* en sont des exemples.

En ce qui concerne les primordia doubles qui jalonnent le canal infraorbitaire dans le dermoptérotique de l'embryon d'*Amia*, STENSIÖ pense que la rangée latérale de ces primordia appartient à ce même canal, alors que la rangée mésiale est en relation avec la ligne centrale (qu'il signale chez les Arthrodires, les Acanthodiens, les Ostéolépiformes, certains Holocéphales, certains Téléostéens et les Stégocéphales) et la « pit-line » moyenne du toit crânien.

Ajoutons pour mémoire que STENSIÖ attribue les primordia doubles du préopercule

d'*Amia* aux lignes préoperculaire et maxillaire, et les primordia doubles de la mandibule à la ligne mandibulaire et la ligne orale.

Cette théorie permet une explication astucieuse de la disparition du canal dorso-latéral-antérieur, et je serais, pour ma part, très tentée de croire à son bien-fondé, si la vive critique qu'oppose Devillers (1947 : 74-75) aux idées de Pehrson ne méritait considération : si ces hypothèses peuvent sans difficulté concerner le canal supraorbitaire, leur application aux autres canaux du crâne, en particulier le canal préoperculaire, conduirait à des inexactitudes, voire des absurdités, du moins chez les Téléostéens. D'autre part le blastème formant le pariétal aurait, pour Devillers, une origine mésenchymateuse et non pas sensorielle, donc la rangée mésiale des primordia du dermoptérotique serait sans rapport avec l'édification du pariétal. Mais, revenant dans un article récent sur cette dernière opinion concernant l'origine du pariétal, Devillers et Corsin (1968 : 414-415) signalent que des expériences d'ablation d'os dermiques chez *Salmo fario* ont démontré « l'intervention des neuromastes otiques postotiques au cours de la formation du pariétal pourtant situé hors du réseau des canaux céphaliques ». Cette liaison morphogénétique peut venir à l'appui de la théorie de Pehrson.

En résumé, les deux hypothèses ci-dessus proposées (transformation du canal dorso-latéral-antérieur en « pit-line », ou fusion de ce même canal avec le canal supraorbitaire) sont séduisantes, mais aucune d'elles n'a pu jusqu'à présent expliquer de manière irréfutable la disparition de la « ligne profonde ». Le problème reste donc posé.

II. PARTIE OTIQUE DU CANAL INFRAORBITAIRE
(= partie postérieure du « canal épibranchial » d'Allis)

Deux types de faits peuvent donner raison à Allis qui assimile cette partie du canal à la moitié postérieure du « canal épibranchial » des Vertébrés primitifs.

Le premier est d'ordre paléontologique : la branche postérieure du canal dorso-latéral-antérieur aboutit toujours au coude postorbitaire du canal infraorbitaire. La constance de cette disposition permet de penser que l'angle très net que fait, chez les Actinoptérygiens, le canal infraorbitaire dans le dermosphénotique est un témoin de cette anastomose. C'est ainsi que des genres tels que, parmi beaucoup d'autres, *Cosmoptychius* (fig. 9), *Canobius*, *Mesonichthys*, *Cheirodopsis* (cf. Lehman, 1966) (qui n'ont pas de restes du canal dorso-

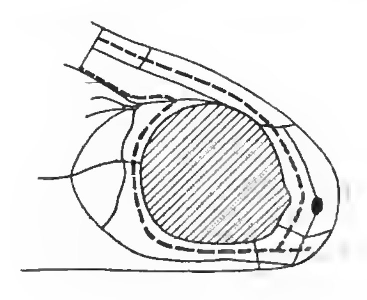


Fig. 9. — *Cosmoptychius striatus* (simplifié d'après Gardiner, 1963). (Voir fig. 2 pour l'interprétation des dessins.)

latéral-antérieur) ont un coude postorbitaire du canal infraorbitaire très prononcé, formant même dans certains cas une anse dirigée vers l'avant au-dessus de l'orbite.

Le second type de faits est d'ordre embryologique et met en évidence l'origine hétérogène du canal infraorbitaire en particulier en ce qui concerne sa partie otique. En premier lieu, DEVILLERS (1947 : 313) a souligné la différence de comportement entre les deux portions du canal infraorbitaire lors du développement embryologique de la Truite (*Salmo irideus* et *S. trutta*) : la partie otique se développe bien avant les parties pré- et circumorbitaires. « la jonction infraorbito-otique est l'une des dernières à se réaliser ».

En second lieu chez *Amia calva* le fait que la portion otique soit en relation avec des primordia binaires, alors que le reste du canal infraorbitaire est jalonné de primordia simples, est également significatif.

CONCLUSION

Les hypothèses exposées dans les pages précédentes sont résumées dans la série des schémas de la figure 10. Ceux-ci montrent les stades hypothétiques principaux de la disparition du canal dorso-latéral-antérieur et de la série des os supraorbitaux. Ces dessins illustrent également la théorie de PEHRSON sur la migration des primordia osseux sur le toit crânien.

Schéma A : disposition primitive dans laquelle le toit crânien comporte, de chaque côté, deux séries osseuses développées chacune en relation avec un canal sensoriel longitu-

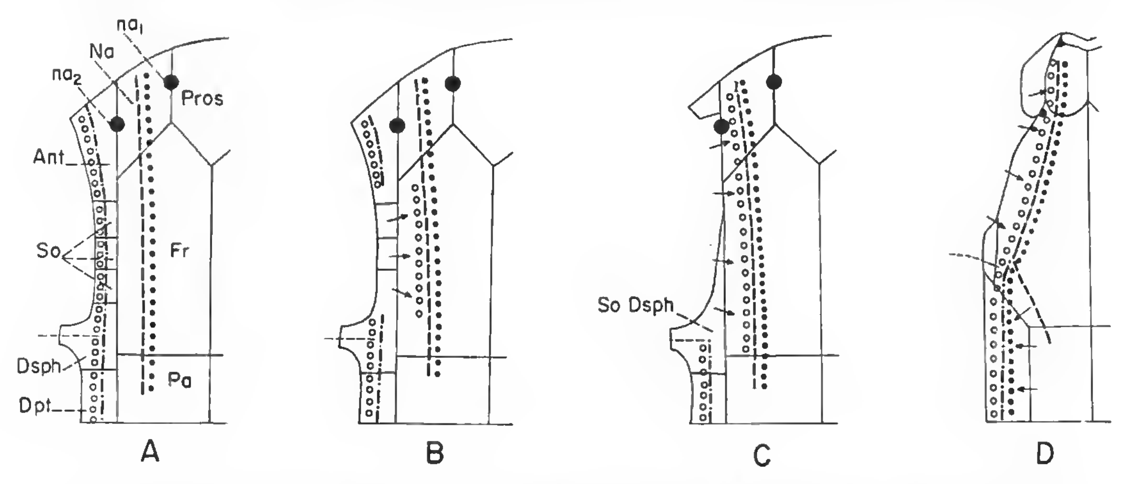


FIG. 10. — Schémas illustrant la disparition du canal dorso-latéral-antérieur et la théorie de PEHRSON. A, B, C, stades hypothétiques principaux ; D, *Amia calva*.
— — — —, canal supraorbitaire ; — . — . — . — . —, ligne épibranchiale ; - - - - - -, branche verticale du canal infraorbitaire ; . . . ., primordia osseux correspondant au canal supraorbitaire ; ooooooo, primordia osseux correspondant à la ligne épibranchiale. Les flèches indiquent le sens de migration des primordia osseux selon la théorie de PEHRSON. Ant, antéorbitaire ; Dpt, dermoptérotique ; Dsph, dermosphénotique ; Fr, frontal ; Na, nasal ; Pa, pariétal ; Pros, postrostral ; So, supraorbitaire, So Dsph, supraorbito-dermosphénotique ; na_1, na_2 narines antérieure et postérieure.

dinal (chacun bordé, au cours du développement, par une rangée de primordia simples) : 1) la série médiane en relation avec le canal supraorbitaire, comportant nasal, frontal, pariétal, 2) la série latérale en relation avec la « ligne épibranchiale » d'ALLIS (= canal dorso-latéral-antérieur + partie otique du canal infraorbitaire) avec antéorbitaire, supraorbitaire, dermosphénotique et dermoptérotique.

Au cours du temps, le canal dorso-latéral antérieur se serait rompu au-dessus de l'orbite selon des modalités variables dans les détails : les schémas B et C de la figure 10 montrent deux étapes essentielles (qui peuvent dans certains cas avoir été successives) de cette évolution. Dans le premier cas (schéma B) le canal dorso-latéral-antérieur a abandonné les supraorbitaux désormais anamestiques ; seules les portions de canal portées par l'antéorbitaire et le dermosphénotique subsistent. (Au cours du développement les primordia correspondant à ce canal seraient venus doubler ceux du canal supraorbitaire selon l'hypothèse de PEHRSON.) Ce cas est très proche de celui de *Cocconiscus*. Dans le second cas (schéma C), la régression du canal dorso-latéral-antérieur au-dessus de l'orbite serait complète, l'antéorbitaire aurait perdu sa branche postéro-dorsale, les supraorbitaux auraient disparu. (Les primordia de la « ligne profonde », selon PEHRSON, se seraient accolés pendant l'ontogenèse à ceux de la ligne supraorbitaire dans le frontal et le nasal en contournant la narine postérieure.) Ce serait le cas de tous les Actinoptérygiens chez lesquels on n'a pas observé de restes du canal dorso-latéral-antérieur : *Cosmoptychius* par exemple. Le schéma D illustre ces hypothèses chez *Amia calva*, montrant la migration des primordia osseux de la ligne sensorielle mésiale vers la « ligne épibranchiale » à l'arrière du toit crânien, selon la théorie de PEHRSON.

On peut se demander si la présence de restes du canal dorso-latéral-antérieur, ou leur absence, peuvent avoir quelque rôle dans l'établissement de la systématique, ou servir à évaluer le degré d'évolution des Poissons fossiles.

Pour ce dernier point, un Poisson possédant un reste de canal dorso-latéral-antérieur sera évidemment plus primitif, en ce qui concerne ce caractère, qu'un autre Poisson qui en sera dépourvu. A une vaste échelle on peut remarquer que les traces de la « ligne profonde » sont assez abondantes chez les Palaéonisciformes, les Poissons ayant atteint les stades évolutifs subholostéen et holostéen, et qu'elles semblent se raréfier considérablement chez les Téléostéens primitifs tels que les Clupéiformes et disparaître chez les Cypriniformes, d'après les quelques études exhaustives faites sur ces deux derniers groupes.

Mais il convient de remarquer que dans un même groupe systématique, par exemple les Palaéonisciformes, la distribution de ce caractère dans les différents genres est anarchique. C'est ainsi que *Cocconiscus* et d'autres genres présentant à peu près le même degré d'évolution en ce qui concerne l'inclinaison du suspensorium (par exemple *Amblypterus*, *Boreolepis*, *Commentrya*, etc.) diffèrent par la présence de restes du canal dorso-latéral-antérieur chez le premier et son absence chez les autres.

Il en est d'ailleurs de même pour tous les caractères qui sont classiquement utilisés pour définir le niveau d'évolution des genres et des familles comme la présence d'un orifice pinéal, l'inclinaison plus ou moins prononcée du préopercule et son corollaire, l'extension de la plaque postérieure du maxillaire, la forme de l'hyomandibulaire, celle du parasphénoïde... Les genres sont très souvent d'un conservatisme varié en ce qui concerne ces différents caractères.

D'autre part, l'étude qui précède montre que la disposition du canal dorso-latéral-

antérieur peut avoir un intérêt taxinomique certain : par exemple sa présence peut être citée dans la diagnose d'espèces telles que *Birgeria groenlandica* ; par ailleurs *Brookvalia, Ichthyokentema*, les Acduellidae sont des genres et une famille caractérisés entre autres par des restes de ce canal.

L'objet de ce travail n'est que la mise en forme et le développement d'idées émises depuis longtemps par Allis, Säve-Söderbergh, Pehrson et Stensiö. Il va sans dire que de telles hypothèses, fondées essentiellement sur la lecture des descriptions de spécimens et la consultation des ouvrages classiques, doivent être encore étayées par une observation plus précise des matériels déjà connus et de nouveaux spécimens, en particulier en ce qui concerne les Dipneustes, les Crossoptérygiens et les Stégocéphales, ainsi que le développement des Téléostéens.

Il semble, dans l'état actuel de nos connaissances, que la présence du canal dorso-latéral-antérieur soit de loin plus fréquente dans la lignée actinoptérygienne. Dans ce cas, l'étude de cette ligne sensorielle chez les Acanthodiens pourrait présenter quelque intérêt dans le problème de la descendance de ce groupe et de ses rapports avec les Actinoptérygiens.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Allis, E. P., 1889. — The Anatomy and Development of the Lateral Line System in *Amia calva*. *J. Morph.*, **2** : 463-566, 10 fig., 42 pl.

— 1905. — The Latero-sensory Canals and Related Bones in Fishes. *Int. Mschr. Anat. Physiol.*, **21** : 401-503, 1 fig., 12 pl.

— 1934. — Concerning the Course of the Latero-sensory Canals in Recent Fishes, Prefishes and *Necturus*. *J. Anat.*, **68** : 361-415. 21 fig.

Blot, J., 1966. — Étude des Palaeonisciformes du Bassin Houiller de Commentry (Allier, France). *Cah. Paléont., CNRS.*, 99 p., 30 fig., 2 tabl., 18 pl.

Denison, R. H., 1958. — Early Devonian Fishes from Utah. Pt. III Arthrodira. *Fieldiana, Geol.*, **11** (9) : 461-551, 116 fig.

Devillers, Ch., 1947. — Recherches sur le Crâne des Téléostéens. *Annls Paléont.*, **33** : 1-94, 51 fig., 6 pl.

— 1958. — Le Crâne des Poissons. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, Masson Édit., Paris, XIII (1) : 551-687, fig. 345-443.

Devillers, Ch., J. Corsin, 1968. — Les os dermiques Crâniens des Poissons et des Amphibiens ; points de vue embryologiques sur les « Territoires Osseux » et les « Fusions ». *In* : Nobel Symposium 4, Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, Almquist et Wiksell Édit., Stockholm : 413-428, 4 fig.

Ewart, J. C., B. S. Mitchell, 1891. — On the Lateral Sens Organs of Elasmobranchs, II, The Sensory Canals of the Common Skate (*Raia batis*). *Trans. R. Soc. Edinb.*, **37** : 87-105, 3 pl.

Gardiner, B. G., 1960. — A Revision of Certain Actinopterygian and Coelacanth Fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geology, **4** (7) : 241-384, 81 fig., 43 pl.

— 1963. — Certain Palaeoniscoid Fishes and the Evolution of the Snout in Actinopterygians. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geology, **8** (6) : 257-325, 20 fig., 2 pl.

Graham-Smith, B. A., T. S. Westoll, 1937. — On a new long-headed Dipnoan Fish from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, P.C. Canada. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **59** : 241-266, 12 fig., 2 pl.

Griffith, J., C. Patterson, 1963. — The Structure and Relationships of the Jurassic Fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geology, **8** (1) : 3-43, 14 fig., 4 pl.

Hammarberg, F., 1937. — Zur Kenntnis der ontologebetische Entwicklung des Schädel von *Lepidosteus platystomus*. *Acta zool., Stockh.*, **18** : 209-337, 65 fig.

Heyler, D., 1969. — Vertébrés de l'Autunien de France. *Cah. Paléont., CNRS*, 255 p., 167 fig., 2 tabl., 52 pl.

— 1969. — Acanthodii. *In* : J. Piveteau, Traité de Paléontologie, Masson Édit., Paris, IV (2) : 21-70, 31 fig.

Holmgren, N., 1942. — General Morphology of the Lateral Sensory Line System of the Head in Fish. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, 3ᵉ sér., **20** (1) : 1-46, 27 fig.

Jarvik, E., 1942. — On the Structure of the Snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general. *Zool. Bidr. Upps.*, **21** : 235-675, 87 fig., 17 pl.

— 1947. — Notes on the Pit-lines and dermal Bones of the Head in *Polypterus*. *Zool. Bidr. Upps.*, **25** : 59-78, 6 fig.

— 1968. — The systematic position of the Dipnoi. *In* : Nobel Symposium 4, Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, Almquist et Wiskell Edit., Stockholm : 223-245, 6 fig.

Jessen, H. L., 1968. — *Moythomasia nitida* Gross und *M.* cf. *striata* Gross, Devonische Palaeonisciden aus dem Oberen Plattenkalk des Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontographica*, **128** (A) : 87-114, 8 fig., 7 pl.

Lehman, J. P., 1952. — Étude Complémentaire des Poissons de l'Éotrias de Madagascar. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, 4ᵉ sér., **2** (6) : 1-201, 129 fig., 48 pl.

— 1966. — Actinoptérygiens-Crossoptérygiens-Dipneustes. *In* : J. Piveteau, Traité de Paléontologie, Masson Édit., Paris, IV (3) : 1-420, 346 fig.

Luther, A., 1913. — Beitrage zur Kenntnis des Kopfskelets der Knorpelganoiden. *Acta Soc. Sci. fenn.*, **41** (8) : 1-27, 10 fig.

Manick, W., 1933. — Der Trigemino-Facialiskomplex und die Innervation der Kopfsseitenorgane der Elritze (*Phoxinus laevis*). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **28** (1) : 64-106, 16 fig.

Miles, R. S., 1966. — The acanthodian Fishes of the Devonian Plattenkalk of the Paffrath Trough in the Rhineland. With an appendix containing a classification of the Acanthodii and a revision of the genus *Homalacanthus*. *Ark. Zool.*, (K. svenska VetenskAkad.), sér. 2, **18** (9) : 147-194, 18 fig., 10 pl.

Millot, J., J. Anthony, 1958. — Anatomie de *Latimeria chalumnae*. I, Squelette et Muscles. Éd. CNRS, 122 p., 30 fig., 80 pl.

Nielsen, E., 1949. — Studies on Triassic Fishes from East Greenland. II — *Australosomus* and *Birgeria*. (Palaeozoologica Groenlandica). *Meddr Grønland*, **146** (1), 309 p., 82 fig., 20 pl.

Nybelin, O., 1956. — Les canaux sensoriels du museau chez *Elops saurus* (L.), notice préliminaire. *Ark. Zool.*, sér. 2, **10** (9) : 453-458, 3 fig.

— 1962. — Preliminary note on two species previously named *Leptolepis bronni* Agassiz. *Ark. Zool.*, sér. 2, **15** (18) : 303-306, 1 fig.

— 1966. — On certain Triassic and Liassic representative of the Family Pholidophoridae s. str. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geology, **11** (8) : 353-432, 16 fig., 15 pl.

— 1967. — Notes on the reduction of the sensory canal system and of the canal bearing bones in the snout of higher Actinopterygian fishes. *Ark. Zool.*, sér. 2, **10** (9) : 235-246, 3 fig.

Pehrson, T., 1922. — Some points in the cranial development of Teleostomian Fishes. *Acta. zool., Stockh.*, **3** : 1-63, 24 fig.

— 1940. — The development of dermal bones in the skull of *Amia calva*. *Acta zool., Stockh.*, **21** : 1-50, 50 fig.

— 1944. — The development of latero-sensory canal bones in the skull of *Esox lucius*. *Acta zool., Stockh.*, **25** : 135-157, 17 fig.

— 1945. — The system of pit-organ lines in *Gymnarchus niloticus*. *Acta zool., Stockh.*, **26** : 1-8, 3 fig.

— 1947. — Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. *Acta zool., Stockh.*, **28** : 399-455, 28 fig.

— 1958. — The early ontogeny of the sensory lines and the dermal skull in *Polypterus*. *Acta zool., Stockh.*, **39** : 241-258, 14 fig.

Poplin, C., 1974. — Étude de quelques Palaeoniscidae du Pennsylvanien du Kansas. *Cah. Paléont., CNRS*, 145 p., 48 fig., 40 pl.

Saint-Seine, P. de, 1949. — Les Poissons des calcaires lithographiques de Cerin. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon.*, **2**, 357 p., 120 fig., 26 pl.

— 1955. — Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (résultats scientifiques des missions du syndicat pour l'étude géologique et minière de la cuvette congolaise et travaux connexes). *Annls Mus. r. Congo belge, Sér. 8vo*, Sci. géol. (14) : XIX + 126 p., 85 fig., 13 pl.

Säve-Sdöerbergh, G., 1941. — Notes on the dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive vertebrates. *Zool. Bidr. Upps.*, **20** : 523-541, 9 fig., 3 pl.

Stensiö, E., 1921. — Triassic Fishes from Spitzbergen. Pt. 1, Vienna, I-XXVIII : 1-307, 87 fig., 35 pl.

— 1926. — On the Sensory Canals of *Pteraspis* and *Palaeaspis*. K. svenska VetenskAkad., *Ark. Zool.*, **19** : 1-14, 7 fig.

— 1932. — Triassic Fishes from East Greenland collected by the Danish Expedition in 1929-1931. *Meddr Grønland*, **83** (3) : 1-305, 94 fig., 39 pl.

— 1935. — *Sinamia zdanskyi*, a new Amiid from the Lower Cretaceous of Shantung, China. *Palaeont. sin.*, C, (3), 1, 48 p., 20 fig., 17 pl.

— 1945. — On the heads of certain Arthrodires. II-On the cranium and cervical joint of Dolicothoraci (Acanthaspida). *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, sér. 3, **22** (1), 70 p., 14 fig.

— 1947. — The sensory lines and dermal bones of the cheek in Fishes and Amphibians. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, sér. 3, **24** (3), 195 p., 38 fig.

— 1969. — Arthrodires. *In* : J. Piveteau, Traité de Paléontologie, Masson Édit., Paris, IV (2) : 71-692, 276 fig.

Wade, R. T., 1935. — The Triassic Fishes of Brookvale, New South Wales. Br. Mus. nat. Hist., 89 p., 47 fig., 10 pl.

Watson, D. M. S., 1925. — The Structure of Certain Palaeoniscids and the Relationships of that Group with other Bony Fish. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **54** (33) : 815-870, 30 fig., 2 pl.

— 1926. — The evolution and origin of Amphibia. *Phil. Trans. R. Soc.*, **214** B : 189-257, 39 fig.

— 1937. — The Acanthodian Fishes. *Phil. Trans. R. Soc.*, **228** B (549) : 49-146, 25 fig., 14 pl.

Wenz, S., 1967. — Compléments à l'Étude des Poissons Actinoptérygiens du Jurassique Français. *Cah. Paléont., CNRS*, 276 p., 110 fig., 48 pl.

Manuscrit déposé le 8 janvier 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3[e] sér., n[o] 175, juillet-août 1973,
Sciences de la Terre 29 : 117-140.

Achevé d'imprimer le 30 mars 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.